УДК 591.152 : 591.16 : 598.2

А. Н. Пославский

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ УСПЕШНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ, ГНЕЗДЯЩИХСЯ В СЕВЕРНЫХ ПУСТЫНЯХ ЕВРАЗИИ

В различных ландшафтных зонах успешность размножения птиц обеспечивается разными комплексами адаптаций (Рустамов, 1954; Данилов, 1966; Poslawskii, 1968; Пославский, 1976). Классификация этих адаптаций до настоящего времени четко не разработана, поэтому мы предлагаем следующее их разделение: 1. Адаптивные механизмы I порядка, связанные с выбором гнездового участка, места для гнезда и его устройство. Сюда же относится и плодовитость как следствие информации, получаемой птицей о запасах корма и условиях среды на гнездовом, индивидуальном, охотничьем участке; 2. Адаптивные механизмы II порядка, связанные с откладкой яиц и их насиживанием; 3. Адаптивные механизмы III порядка, связанные с периодом выкармливания птенцов. Таким образом, успешность размножения является показателем эффективности действия адаптивных механизмов в гнездовой период. Результаты обработки собственных материалов по успешности размножения птиц 69 видов в степях Восточного Предкавказья и Западного Казахстана, в северной пустыне Прикаспия и южной пустыне Западной Туркмении в 1959—1973 гг. и первичных данных из 102 отечественных и иностранных работ (табл. 1—2) позволяют сделать следующие выводы относительно географической изменчивости успешности размножения разных экологических групп и путях их приспособления к условиям существования.

1. Эффективность действия адаптивных механизмов I и II порядка у всего комплекса птиц, составляющих авиафауну северных пустынь, повышается от лесной зоны к северной и южной пустыням, о чем свидетельствует снижение эмбриональной смертности. Причем у наземных открыто- и закрытогнездящихся птиц эмбриональная смертность в разных зонах изменяется синхронно и у первых в лесной зоне она выше. В южных пустынях величины смертности выравниваются. Понижение ее у открытогнездящихся птиц в пустынях происходит за счет повышения эффективности адаптивных механизмов I и II порядка. Закрытогнездящиеся птицы в пустынях обладают, видимо, менее эффективными адаптивными механизмами II порядка, так как у них здесь по сравнению со степной зоной эмбриональная смертность несколько повышена.

У водных и околоводных птиц адаптивные механизмы I и II порядка наименее эффективны в степной зоне, где эмбриональная смертность повышена. Об этом, в частности, свидетельствует снижение этого показателя у усатых синиц (*Panurus biarmicus* L.) в степи при гнездовании в искусственных укрытиях (Олейников и др., 1970). Если брать в качестве критерия эмбриональную смертность, то лесная зона оказывается наиболее пригодной для гнездования водных, околоводных и закрытогнездящихся птиц, а степи и пустыни — для наземных открыто- и закрытогнездящихся.

2. Эффективность действия адаптивных механизмов III порядка, судя по географической изменчивости птенцовой смертности, у всей группы

Таблица 1

Показатели смертности и успешности размножения (%) у птиц в лесной и степной зонах

Экологическая группа	Лесная зона					Степная зона				
	n	M	σ	C	Lim	n	M	σ	C	Lim
Эмбриональная смертность										
Водные и околоводные	15	22,0	14,6	66,3	10,9—33,1	8	34,7	24,8	70,9	00,0—51,2
Наземные открытогнездящиеся	8	32,1	19,3	60,0	13,8—50,4	6	18,9	18,0	94,9	00,0—40,5
Наземные закрытогнездящиеся	8	21,6	15,2	70,0	5,4—37,8	6	15,0	8,2	54,7	5,1—24,9
Все виды	31	24,8	16,8	67,2	15,8—33,8	19	22,3	20,4	92,9	8,5—36,1
Птенцовая смертность										
Водные и околоводные	10	25,2	14,5	58,0	11,7—38,7	11	34,9	15,9	45,4	20,5—49,3
Наземные открытогнездящиеся	5	24,6	7,5	30,0	14,4—34,8	3	31,2			
Наземные закрытогнездящиеся	6	44,1	16,6	37,7	24,3—63,9	4	12,2			
Все виды	22	30,8	16,1	51,9	20,6—41,0	17	28,7	16,0	55,1	17,0—40,4
Успешность размножения										
Водные и околоводные	8	58,2	10,6	18,2	46,8—69,6	6	46,4	20,9	43,3	21,2—71,6
Наземные открытогнездящиеся	8	57,7	22,2	38,2	34,0—81,4	5	58,6	23,8	40,3	26,2 91,0
Наземные закрытогнездящиеся	5	55,7	9,7	17,1	42,5—68,9	5	72,8	7,2	9,8	62,9—82,7
Все виды	21	57,4	16,6	28,8	46,6—68,2	16	58,5	21,8	37,6	42,0—75,0

Таблица 2

Показатели смертности и успешности размножения (%) у птиц в северной и южной пустынях

Экологическая группа	Северная пустыня					Южная пустыня				
	n	M	σ	C	Lim	n	M	σ	C	Lim
Эмбриональная смертность										
Водные и околоводные	13	20,7	12,0	57,1	10,8—30,6	8	21,1	17,3	82,4	8,7—33,5
Наземные открытогнездящиеся	21	15,7	7,7	48,1	10,6—20,8	13	17,9	7,9	43,9	11,3—24,5
Наземные закрытогнездящиеся	13	17,1	10,2	60,0	8,4—25,8	7	18,0	9,8	54,4	6,6—29,4
Все виды	48	18,3	11,5	63,9	13,2—23,4	28	18,4	12,0	67,7	11,5—25,3
Птенцовая смертность										
Водные и околоводные	10	26,3	9,8	37,7	17,0—35,6	5	32,9	18,3	55,5	8,0—57,8
Наземные открытогнездящиеся	13	15,9	12,3	76,2	5,7—25,1	3	51,4			
Наземные закрытогнездящиеся	7	13,5	3,5	25,9	9,6—17,4	1	20,1			
Все виды	30	16,5	10,9	66,1	9,6—23,4	9	37,6	20,5	55,0	16,6—58,6
Успешность размножения										
Водные и околоводные	11	58,4	14,9	25,7	44,9—71,9	3	59,2			
Наземные открытогнездящиеся	13	71,3	12,1	17,2	61,6—81,5	8	52,2	17,7	34,6	33,3—71,7
Наземные закрытогнездящиеся	7	78,7	10,0	12,6	67,3—90,1	4	66,8	7,1	10,6	56,3—77,3
Все виды	31	67,8	20,3	29,8	57,0—78,6	15	57,6	17,3	29,8	44,4—70,8

птиц повышается от лесной зоны к северным пустыням, но в южных пустынях вновь резко снижается. Изменение птенцовой смертности у водных, околоводных и наземных открытогнездящихся птиц синхронно с общим показателем. У закрытогнездящихся птиц от лесной зоны к степи эта смертность снижается почти в 3 раза, в степи и северной пустыне держится на одном и том же уровне.

3. Географическая изменчивость успешности размножения у водных и околоводных птиц свидетельствует, что у этой группы в северных и южных пустынях наиболее эффективны адаптивные механизмы I и II порядка. Сказанное доказывается следующим: в северных и южных пустынях эмбриональная смертность понижается до уровня лесной зоны, птенцовая смертность в северных пустынях не достигает этого уровня, а в южных она даже увеличивается. Но несмотря на это, успешность размножения в пустынях поддерживается на уровне лесной зоны.

У наземных открытогнездящихся птиц в лесной зоне адаптивные механизмы III порядка более эффективны, чем I и II, птенцовая смертность ниже, чем эмбриональная, а в степной зоне — наоборот. В северных пустынях действие адаптивных механизмов выравнивается и, наконец, в южных пустынях адаптивные механизмы III порядка оказываются намного менее эффективными, чем I и II — птенцовая смертность намного превышает эмбриональную. В южных пустынях у этой группы решающую роль в снижении успешности размножения играет птенцовая смертность.

У закрытогнездящихся птиц успешность размножения повышается от лесной зоны к степи и северной пустыне, а в южных пустынях вновь снижается. В степи это повышение обусловлено преимущественно резким снижением птенцовой смертности, однако в северных пустынях оно не связано, очевидно, с изменениями эмбриональной и птенцовой смертности, а вызвано изменениями плодовитости и повышением эффективности адаптивных механизмов I порядка.

Анализ зависимости успешности размножения от плодовитости, эмбриональной и птенцовой смертности позволяет выявить роль смертности как фактора, регулирующего успешность размножения в разных зонах. Наиболее отчетливо роль этого фактора прослеживается у птиц, имеющих в среднем стабильную плодовитость на всем ареале. Среди водных и околоводных птиц со стабильной плодовитостью (n=8) в лесной зоне эмбриональная смертность составляет в среднем 20,7, птенцовая — 32,3 и успешность размножения 47,3%; в степной зоне соответственно 35,4; 20,6; 59,6% и в северных пустынях — 26,6; 25,1 и 55,0%. Следовательно, фактором, преимущественно ограничивающим успешность размножения в степной зоне, является эмбриональная смертность, а в лесной — птенцовая. В северной пустыне оба эти фактора действуют в равной степени. В степи повышенная эмбриональная смертность компенсируется понижением птенцовой смертности, таким образом, успешность размножения оказывается выше, чем в других зонах.

У наземных открытогнездящихся со стабильной плодовитостью (n=8) наблюдается иная картина. Эмбриональная смертность в лесной зоне у них составляет 31,1, птенцовая — 19,0, успешность размножения — 49,7%; в северной пустыне соответственно 10,4; 10,3; 83,0%, в южной пустыне — 22,1; 44,0 и 56,6%. У этой группы в северных пустынях адаптивные механизмы I—III порядка оказываются наиболее эффективными по сравнению с соседними регионами.

Основным фактором, ограничивающим успешность размножения в лесной зоне, является эмбриональная, а в южной пустыне — птенцовая смертность.

У закрытогнездящихся птиц связь между смертностью и успешностью размножения более сложная, хотя на первый взгляд у этой группы можно было бы ожидать обратного. Так, у ласточки-береговушки (*Riparia riparia* L.) в северных пустынях успешность размножения выше, чем в лесной зоне, при этом повышенная эмбриональная смертность компенсируется в 6 раз меньшей птенцовой смертностью, но по сравнению с лесостепью все эти показатели оказываются одинаковыми. В общем, для этой группы видов (n=7) эмбриональная смертность в лесной зоне ниже, чем в степи, но птенцовая в лесной зоне составляет 56,8, в степи — 8,6, в северной пустыне — 14,4%: успешность размножения в лесной зоне 38,0, в степи и северной пустыне по 74,8%. Таким образом, основным фактором, ограничивающим успешность размножения этой группы птиц в лесной зоне, является птенцовая смертность.

Ряд рассмотренных видов имеет повышенную плодовитость у северных границ ареала, у большинства она изменяется согласно правилу оптимума (Пославский, 1977). В этом случае важно знать для выяснения путей приспособления, какое приспособительное значение имеет повышение или понижение плодовитости и какую роль это играет в обеспечении успешности размножения. У кудрявого пеликана (*Pelecanus crispus* Bruch), серого сорокопута (*Lanius excubitor* L.), кваквы (*Nycticorax nycticorax* L.) и желчной овсянки (*Emberiza bruniceps* Br.) — птиц «южного» происхождения — наблюдается повышенная плодовитость у северных границ ареала. В этой группе эмбриональная смертность в северной пустыне составляет 8,1, птенцовая — 14,1, успешность размножения 78,3%, тогда как в южной пустыне — 19,1; 32,0 и 63,1%. Таким образом, одним из путей приспособления, обеспечивающим успешное существование вида на границе ареала, а в случае с желчной овсянкой и освоение новых территорий, является повышение плодовитости и некоторое повышение эффективности адаптивных механизмов II и III порядка.

Для птиц, имеющих максимальную плодовитость в одной или двух смежных ландшафтных зонах, характерна четкая закономерность — в этих же зонах эмбриональная и птенцовая смертность ниже, чем в соседних, птенцов вылупляется и вылетает больше, а успешность размножения выше. Это характерно для пеганки (*Tadorna tadorna* L.), огаря (*Casarca ferruginea* Pall.), курганника (*Buteo rufinus* Cret.), филина (*Bubo bubo* L.) в северной пустыне по сравнению со степью и южной пустыней; для домового сыча (*Athene noctua* Scop.), галки (*Corvus monedula* L.), усатой синицы, домового воробья (*Passer domesticus* L.), полевого воробья (*Passer montanus* L.) в северных и южных пустынях по сравнению со степной и лесной зонами; для красноносого нырка (*Netta rufina* Pall.) и рогатого жаворонка (*Eremophila alpestris* L.) в северной пустыне по сравнению со степью; для лысухи (*Fulica atra* L.) в степной зоне. По мере продвижения от оптимальной зоны к границе ареала наблюдается совершенствование адаптивных механизмов I и II порядка, следствием чего является уменьшение в этом же направлении эмбриональной смертности. Для группы птиц, оптимальная зона обитания которых находится в северной и, частично, в южной пустыне, характерно, что эмбриональная смертностьв лесной зоне составляет 27,3, птенцовая — 39,5, успешность размножения — 58,9%; в степи соответственно — 38,8; 22,3 и 65,2%, в северной пустыне — 18,4; 11,4 и 71,4% и в южной пустыне — 15,4; 20,0 и 67,7%.

Для птиц, освоивших северо-западную, северную и северо-восточную часть северных пустынь, характерны следующие показатели: эмбриональная смертность в лесной зоне 29,1, в степи — 15,4, в северной пусты-

не — 20,8; птенцовая смертность в степи 35,0, в северной пустыне — 17,2%, успешность размножения в степи 43,7, в северной пустыне — 66,0 и в южной пустыне — 66,5%. По-видимому, в этой группе, состоящей в основном из степных, наземногнездящихся птиц, важный путь приспособления при освоении северной пустыни — это совершенствование адаптивных механизмов III порядка. У группы птиц, освоивших южную часть северных пустынь, повышение плодовитости в этом регионе обеспечивает бóльшее количество вылетающих птенцов.

ЛИТЕРАТУРА

Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. II. Птицы.— Тр. Ин-та биол. Урал. филиала АН СССР, 1966, 56, с. 1—147.

Олейников Н. С., Казаков Б. А. К экологии усатой синицы — Panurus biarmicus (L.) на Северном Кавказе.— Вестн. зоол., 1970, № 6, с. 50—54.

Пославский А. Н. Приспособления некоторых птиц водно-болотного комплекса к гнездованию в южных пустынях.— Вестн. зоол., 1976, № 5, с. 36—42.

Пославский А. Н. Зональная изменчивость плодовитости некоторых широкораспространенных видов птиц, населяющих северные пустыни Евразии.— В кн.: Мат-лы 7-й Всесоюз. орнитол. конф., ч. I. Киев: Наук. думка, 1967, с. 303—304.

Poslawskii A. N. Nestanpassungen bei einigen Bodenbrütern der Lehmwusten.— Der Falke, 1968, N 2, S. 48—51.

Новокузнецкий пединститут

Поступила в редакцию 21.XI 1977 г.

УДК 591.181.1 : 597.8

Л. А. Бабенко, Ю. И. Пащенко

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРИЕНТАЦИИ ЖЕЛТОБРЮХОЙ ЖЕРЛЯНКИ (*BOMBINA VARIEGATA* L.) В ОПЫТАХ ПО ХОМИНГУ

Исследования ориентационных способностей амфибий, начавшиеся в 60-х годах, представляют значительный интерес в связи с тем, что земноводные являются наиболее примитивной группой среди наземных позвоночных. Логично ожидать, что механизм ориентации у них наиболее прост и при низком уровне развития нервной системы легче может быть обнаружен. Однако литературные данные по ориентации амфибий все еще скудны и в значительной мере противоречивы. В частности, исследования ряда авторов показали, что у некоторых видов лягушек в ориентации к «дому» определенное значение имеет обоняние (Васильев, 1967; Бабенко, Пащенко, 1973, 1973а, 1976), однако другие исследователи не обнаружили (у тритонов) ориентации с помощью обоняния (Landreth a. o., 1967). Столь же противоречивы и данные, относящиеся к другим органам чувств и факторам среды, могущим влиять на ориентацию амфибий.

Изучая целенаправленную ориентацию амфибий мы начиная с 1967 г. провели свыше 2 тыс. опытов с желтобрюхой жерлянкой (*Bombina variegata* L.) с целью установления факта ориентации в пространстве и определения роли отдельных факторов среды и анализаторов, с помощью которых жерлянки выбирают нужное направление движения. Опыты проводились ежегодно во второй половине мая в Закарпатской обл. в различных ландшафтах и высоте над уровнем моря при температуре воздуха 12—29° С и относительной влажности 54—100%,